Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



# Über die doppelte Befruchtung bei *Tragopogon orientalis*

von

**Karl Eichler.**

Botanisches Institut der k. k. Universität Wien.

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 25. Mai 1906.)

Die interessanten Befunde Raunkiaer's (25) bei *Taraxacum* und die Ostenfeld's (22) bei *Hieracium*, also bei zwei polymorphen Gattungen in der Familie der Kompositen, legten die Frage nahe, wie die Embryo in einer Gattung dieser Familie entstehe, welche ein entgegengesetztes Verhalten bezüglich der Zahl der Spezies zeigt, die also ausgezeichnet ist durch relativ große Konstanz innerhalb dieser Formen.

Um diese Frage näher zu beleuchten, erteilte mir Herr Professor Dr. R. v. Wettstein die Aufgabe, einerseits den Befruchtungsvorgang bei *Tragopogon* zu untersuchen, andrerseits aber auch durch Kastrierungsversuche nachzuweisen, ob hier auch Parthenogenese möglich sei. Leider aber konnte ich bisher den zweiten Teil dieser Aufgabe nicht durchführen, da erst noch die Kastrierungsversuche wiederholt werden müssen. Ich beschränke mich deshalb im folgenden auf die Darstellung des Befruchtungsvorganges, um später auf den zweiten Teil meiner Aufgabe zurückzukommen.

## Methode.

Zum Zwecke der Untersuchung wurden anfangs Mai 1905 mehrere Exemplare von *Tragopogon orientalis* im Freien gesammelt und im botanischen Garten der k. k. Universität eingepflanzt. Die Blütenköpfchen wurden in verschiedenen

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Stadien abgeschnitten und in Alkohol fixiert. Diese Fixierungsweise zeigte sich jedoch nicht ganz geeignet. Der Inhalt des Embryosackes war vielfach zu wenig fixiert. Doch erhielt ich immerhin ziemlich viel gute Präparate. Nach Behandlung mit absolutem Alkohol und Xylol oder Chloroform wurden die einzelnen Objekte in Paraffin eingebettet und mit dem Mikrotom zu Serien, 12 μ dick, geschnitten. Nach der Entfernung des Paraffins versuchte ich zuerst einfache Färbungen mit Wasserblau und Kernschwarz, was aber zu keinen günstigen Resultaten führte. Schöne Resultate erhielt ich mit dem Dreifarbengemisch Safranin-Gentianaviolett-Orange *G*. Um die Färbung zu vereinfachen, wählte ich aber schließlich die Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, die sich für das Objekt als sehr geeignet erwies. Die in Kanadabalsam eingeschlossenen Schnitte wurden unter dem Mikroskope von Reichert untersucht, alle Präparate, welche zu Zeichnungen verwendet wurden, außerdem noch unter dem Mikroskope von Zeiß mit Ölimmersion nachuntersucht. Die Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparate von Leitz und dem Mikroskope von Reichert mit dem Objektiv 7*A* angefertigt, und zwar so, daß die Höhe des Zeichenblattes mit der Höhe des Objekttisches des Mikroskopes übereinstimmte. Die Details sämtlicher Zeichnungen wurden unter Zuhilfenahme von Ölimmersion angefertigt. Ich will gleich hier anführen, daß manche Stadien des Befruchtungsvorganges sehr schwer aufzufinden waren, weshalb es notwendig war, zirka 450 Serien zu schneiden, um zu den erhaltenen Resultaten zu gelangen.

## Der Embryosack.

Die für die Kompositen charakteristische anatrope Samenanlage ist mit einem Integument versehen und zeigt im Nucellus einen stark verlängerten, in der Mitte etwas verbreiteten Embryosack, welcher einerseits von der Mikropyle, am anderen Ende von den Antipoden begrenzt ist. Gegen den Nucellus hin wird der Embryosack von einer Zellschicht, bestehend aus dicht aneinandergereihten, meist kubischen Zellen begrenzt, welche nur in der Antipodenregion an ganz zentralen Schnitten etwas breiter als lang sind. Durch ihre Gestalt sowie durch

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



ihr reiches Plasma und durch ihren verhältnismäßig großen Kern heben sie sich von dem angrenzenden Gewebe stark ab. Diese Zellschicht wurde von Hegelmaier (11) als »Endodermis«, von Schwere (26) als »Endothel«, von Chamberlain (3) als »tapetal cells«, von Billings (2) als »Tapetum«, von Goldflus (10) und den meisten anderen Autoren als »Epithel« bezeichnet. In der Mikropylarregion geht dieses Epithel allmählich in das Integument über. An dem der Mikropyle entgegengesetzten Ende überdacht das Epithel nicht ganz den Embryosack, sondern endigt hier mit mehr oder weniger dreieckigen Zellen, die sich enge an die oberste[1] Antipode anlegen, so daß diese meist noch aus dem Embryosack hervorragt (Fig. 10 *b*). Zum mindesten ist aber diese Antipodalzelle an der obersten Seite frei vom Epithel. Dieses Verhältnis des Epithels zu den Antipoden kann man natürlich nur an ganz zentralen Längsschnitten beobachten. Eine Verstärkung dieses Epithels nach Eintritt der Befruchtung durch Entwickelung zu einer Mehrzahl von Zellschichten durch der Oberfläche parallel oder öfters auch schief zu ihr verlaufende Scheidewandbildungen, wie sie von Hegelmaier (11) für mehrere Synanthereen *(Bidens, Tussilago, Heliopsis, Rudbeckia)* angegeben wird, wurde nicht beobachtet. Die ernährungsphysiologische Funktion dieses Epithels ist von Goldflus (10) und den anderen Autoren bewiesen worden.

Zwischen den obersten Epithelzellen und den Antipoden kommen hier konstant zwei oder mehrere Zellen vor, welche sich durch ihre Struktur sowohl von den Epithelzellen wie auch von den Antipoden wesentlich unterscheiden, was aber für keine der bisher untersuchten Kompositen angegeben wurde (Fig. 1 und 10 *b*). Diese Zellen sind langgestreckt, parallel zur Längsrichtung der Antipoden und zwischen dem Epithel und der obersten Antipode gleichsam eingekeilt. Von den sie umgebenden Elementen heben sie sich um so deutlicher ab, da sie keinen Farbstoff aufnehmen und einen um vieles kleineren Zellkern besitzen, als die angrenzenden Antipoden. Gewöhnlich

[1] Mit »oben« und »unten« bezeichne ich in der ganzen Darstellung die Lage des Organs in Bezug auf Fig. 14.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



zeigt jede dieser Zellen einen kleinen, ebenfalls nur schwach gefärbten Kern; oft findet man aber auch zwei, selbst drei Kerne, was dann auch zu einer nachträglichen Teilung dieser Zellen führen kann (Fig. 10 *b*). Es könnte sein, daß diese Zellen reduzierte Embryosackmutterzellen sind, die dann in der Antipodalregion lange Zeit erhalten bleiben. Man bemerkt diese Zellen auch noch bei stark entwickelten Embryonen (Fig. 10 *b*).

Die auflösende Tätigkeit des Epithels läßt sich schon in frühen Stadien erkennen, trotzdem noch keine Befruchtung eingetreten. Besonders rege ist diese auflösende Tätigkeit in der Antipodalregion, wo man bald angesammelte Plasmamassen mit eingestreuten, in Desorganisation begriffenen Zellkernen wahrnimmt; oft bemerkt man auch Überreste von Zellmembranen. Nach Eintritt der Befruchtung und besonders bei Beginn der Endospermbildung werden rasch nacheinander die Zellschichten des Nucellus aufgelöst.

Die Eizelle zeichnet sich durch bedeutende Größe aus und nimmt fast die ganze Breite des Embryosackes ein. Ihre Gestalt ist birnförmig, das schmälere Ende der Mikropyle zugekehrt. Der obere Pol zeigt eine reiche Plasmaansammlung, in welcher der Kern eingebettet ist, unterhalb welchem eine große Vakuole fast den ganzen übrigen Teil der Eizelle einnimmt. Die beiden Synergiden sind schmäler und kürzer als die Eizelle und meist verschieden stark entwickelt, so daß die eine bisweilen nur die Hälfte der Größe der anderen erreicht. Die Gestalt der Synergiden ist gleichfalls birnförmig. Ihr Kern ist bedeutend kleiner als der der Eizelle und zeigt eine verschiedene Stellung. Immer befindet er sich aber in der oberen Hälfte der Synergide. Oberhalb des Kernes liegt gewöhnlich die Vakuole. Eizelle und Synergiden sind am Grunde des Keimsackes inseriert in der Nähe der offenen Mikropyle.

Die Synergiden werden durch den Eintritt des Pollenschlauches nicht zerstört und bleiben oft sehr lange erhalten (Fig. 3, 8). Sie nehmen dann gewöhnlich eine dunkle Farbe an; der Kern derselben fällt etwas früher der Zerstörung anheim. Nach Coulter and Chamberlain (4) war es Straßburger, der diesen Zellen den Namen »Synergiden« gab, der von vornherein darauf hinwies, daß sie beide nutritive oder mechanische

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Helfer beim Befruchtungsprozesse sind. Vielfach war man der Meinung, daß sie die Aufgabe hätten, die Befruchtungssubstanz vom Pollenschlauch zur Oosphäre zu führen. Straßburger (29) sagt in seinen »Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung«: »Es ist kaum zu bezweifeln, daß es die das mikropylare Ende des Embryosackes ganz ausfüllenden Synergiden sind, welche die Substanz ausscheiden, die Einfluß auf die Wachstumsrichtung der Pollenschläuche ausüben. Der Pollenschlauchinhalt bleibt von den Synergiden getrennt, im Augenblicke, wo der Pollenschlauch an den Scheitel herantritt, desorganisiert sich die eine der beiden Synergiden, wobei ihr Kern sich zusammenzieht und stark lichtbrechend wird. Die Synergiden haben mit Eintritt des Pollenschlauches ihre Funktion vollendet.«

Etwas oberhalb der Eizelle liegt der sekundäre Embryosackkern, der aus der Vereinigung der beiden Polkerne hervorgegangen. Diese Vereinigung vollzieht sich sehr bald, so daß man meist den sekundären Embryosackkern antrifft. Dieser übertrifft um vieles die Größe des Eikernes und liegt hart am oberen Ende der Eizelle, gewöhnlich von dichten Plasmamassen umgeben (Fig. 1). Ei- und Synergidenkerne zeigen das gewöhnliche Aussehen, während der sekundäre Embryosackkern bald eine schaumige Struktur annimmt. Der übrige Teil des Embryosackes ist mit Plasma erfüllt, welches an der Wand und besonders an den Antipoden dicht ist, während es im Innern des Sackes eine netzartige Struktur zeigt.

Die Zahl und Größe der Antipoden ist in der Familie der Kompositen sehr variabel. Nach Coulter and Chamberlain (4) sind in einer Anzahl von Fällen, wie bei *Doronicum*, *Petasites*, *Taraxacum* gewöhnlich nur drei Antipoden, welche aber aktiv bleiben. Nach Murbeck (19) kommen bei *Taraxacum* und *Hieracium* drei nackte, winzige Antipoden vor, die bald der Desorganisation anheimfallen. Hegelmaier (11) gibt für *Tragopogon floccocus* an, daß hier die Antipodengruppe zu einem parenchymatischen Gewebe von 7 bis 9 Zellen entwickelt ist, welches etwa den fünften Teil der Länge des Keimsackes einnimmt. Hier bei *Tragopogon orientalis* kommen konstant drei

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Antipoden vor, die am oberen Ende des Embryosackes in einer Längsreihe angeordnet sind. Von diesen ist die unterste sehr breit und quergestellt, während die beiden oberen länglich sind. Die oberste ragt, wie schon erwähnt, entweder etwas aus dem Embryosack hervor (Fig. 10*b*) oder liegt in gleicher Höhe mit den beiden Enden des Epithels (Fig. 1). Letzteres Verhalten zeigen gewöhnlich junge Embryosäcke vor und kurze Zeit nach der Befruchtung, während mit dem Heranwachsen des Embryos auch die oberste Antipode in die Länge wächst und dann aus dem Embryosack hervorragt. Portheim (24) konnte bei *Senecio vulgaris* konstatieren, daß die Membran des Embryosackes in der antipodalen Gegend eine Öffnung habe, aus der die unterste große Antipode hervortrete, was eine direkte Berührung dieser mit den aufgelösten Stoffen gestattet. (Andrerseits sind in *Tussilago* nach Guignard (9) gewöhnlich 4, in *Senecio* nach Mottier (18) 2 bis 6, in *Silphium* nach Merrel (16) 3 bis 8, in *Conyza* nach Guignard (9) 8 bis 10, in *Aster Novae Angliae* nach Chamberlain (3) 13; in *Antennaria* bilden die Antipoden nach Juel (13) einen ausgiebigen parenchymatischen Gewebekörper. Ebenso bilden die nach Goldflus (10) in *Gallatella vigida* die Antipoden, 20 bis 25 an Zahl, ein parenchymatisches Gewebe.)

Jede Antipode zeigt eine scharfe Begrenzung und einen im Plasma eingebetteten Kern, der sich durch seine Größe sowie durch seine Struktur von den anderen Kernen des Embryosackes unterscheidet. Das Plasma der Antipodalzellen, welches sich in jungen Stadien lebhaft färbt, ist in älteren Stadien bedeutend lichter, eine Erscheinung, welche wohl mit der Funktion der Antipoden, Nahrungsstoffe dem Embryo zuzuführen, zusammenhängt.

In drei Fällen konnte eine Vermehrung der Antipoden auf vier bemerkt werden, und zwar war es immer die unterste, breite Antipode, deren Kern sich sekundär geteilt hatte und so die Bildung einer vierten Antipodalzelle veranlaßte. Mehr als vier Antipoden wurden nicht bemerkt.

Die Antipoden haben hier zweifellos die Aufgabe, die aus der Auflösung des Nucellargewebes gewonnenen Nahrungsstoffe zu assimilieren und weiter zu befördern. Dies beweist

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



schon ihr Bau und ihr Verhalten nach Eintritt der Befruchtung. Lötscher (15) sagt in seiner Arbeit »Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage« speziell über die Antipoden der Kompositen: »Die Hauptbedeutung der Antipoden ist durch ihre Gestalt, ihre Anordnung in einer Linie und durch ihren engen Anschluß an das Leitgewebe und die zuleitenden Organe überhaupt sowie durch ihre Stellung im Embryosack, dem Endziel der Stoffleitung, deutlich gekennzeichnet. Ich bezeichne daher ihre Funktion als eine haustoriale, glaube aber, dabei mehrere Momente unterscheiden zu müssen. Am meisten tritt ihre Anpassung für die Stoffleitung hervor, einmal durch ihre gestreckte Gestalt und seriale Anordnung der Zellen, dann durch ihre Angliederung in die Leitungsbahn zum Embryosack. Daß aber die Antipoden nicht bloß passive Leitungsbahnen sind, sondern auch die Stoffe aktiv in sich auf- und weitersaugen, bekundet ihr Gehalt an Plasma und Kernmasse. Die häufige kolbenförmige Anschwellung der untersten Antipode dürfte als eine Oberflächenvergrößerung des Saugteiles zu betrachten sein. In diesen zwei Funktionen der Aufsaugung und Weiterleitung der Nährstoffe besteht die Hauptarbeit dieses Antipodentypus, der dadurch zum haustorialen wird. Damit sind aber verwandte Funktionen nicht ausgeschlossen. Ich meine vor allem die Auflösung von benachbarten Gewebeteilen, um sie dadurch der Absorption fähig zu machen. Eine solche Tätigkeit ist als untergeordnete Funktion wohl möglich in manchen sonst typischen Fällen.« Mit der Funktion der Antipoden hängt auch deren lange Lebensdauer zusammen. Fig. 10*b* zeigt den oberen Teil eines Embryosackes, der bereits einen ziemlich entwickelten Embryo (Fig. 10*a*) enthält. Selbst wo bereits die beiden Kotyledonen zur Entwickelung gelangten, konnten noch immer die Antipoden nachgewiesen werden.

### Der Befruchtungsvorgang.

Ehe noch der Pollenschlauch mit den beiden Spermakernen in den Embryosack eintritt, zeigt der sekundäre Embryosackkern und teilweise auch der Eikern eine schaumige Struktur. Der Pollenschlauch nimmt seinen Weg durch die

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Mikropyle und dringt weiter zwischen den Synergiden vor, die aber keineswegs dadurch zerstört werden. Wohl bemerkt man in diesem Stadium meist nur eine Synergide, während die zweite meist von dem dichten Inhalt des Pollenschlauches, der ziemlich viel Farbstoff aufnimmt, überdeckt wird. Doch konnten auch nach dem Eindringen des Pollenschlauches in den Embryosack noch beide Synergiden bemerkt werden, was dafür spricht, daß hier nicht durch das Eindringen des Pollenschlauches die eine Synergide zerstört wird, wie es von den meisten Autoren angegeben wird. Wohl zeigen die Synergiden jetzt bald ein etwas verändertes Aussehen, indem sie sich dunkler färben und der Kern derselben bald ganz verschwunden ist; trotzdem bleiben sie noch lange Zeit erhalten, wie Fig. 3 und 8 zeigen.

Bei *Silphium* tritt der Pollenschlauch nach den Angaben von Land (14) gewöhnlich von einer Seite der Synergiden ein. Die Synergide, gegen welche der Pollenschlauch liegt, beginnt bald Desorganisation zu zeigen, während die andere intakt bleibt, bis das reife Ei sich zu teilen beginnt. Bei *Helianthus annuus* entleert nach Nawaschin (20) der Pollenschlauch seinen Inhalt ins Innere des Embryosackes, seitlich, wie es scheint, zwischen den beiden Synergiden, deren eine stark zusammenfällt. Die beiden Spermatozoiden machen sich frei aus dem trüben, grobkörnigen Pollenschlauchinhalt und der eine drängt sich an das Ei an dessen Seite, der andere schmiegt sich dem Embryosackkern fest an.

Bei *Tragopogon orientalis* drängt der Pollenschlauch die Eizelle etwas gegen die gegenüberliegende Wand des Embryosackes und dringt weiter zwischen Eizelle und Epithel vor. Fig. 2*a* zeigt ein solches Stadium. Der Pollenschlauch selbst hat sich im Embryosack mächtig erweitert und zeigt im etwas zugespitzten Ende die beiden Spermakerne, welche, übereinander gelagert, bei schwächerer Vergrößerung den Eindruck eines einzigen Spermakernes machen. Fig. 2*b* zeigt das Ende des Pollenschlauches gezeichnet mit homogener Ölimmersion (Zeiß) und Zeichenokular 3 (Leitz). Die Spermakerne sind in Eisenhämatoxylin dunkel gefärbt, etwa wie die anderen Kerne des Embryosackes. Der Pollenschlauch ist hier an den Seiten durch eine feine Membran ziemlich scharf abgegrenzt, während

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



die obere Umrandung weniger deutlich ist, wahrscheinlich deshalb, weil derselbe nicht genau in der Schnittebene liegt.

Nach Guignard (7) setzt der Pollenschlauch bei *Nigella Damascena* am öftesten seinen Inhalt in eine der Synergiden schief ein. Die Zelle verschwindet und der Kern löst sich auf. Die andere Synergide behält noch ihre normale Struktur bei, bisweilen selbst bis nach der Bildung einer bestimmten Anzahl von Endospermzellen. Bisweilen auch, aber selten kommt der Pollenschlauch bei der Oosphäre an und man findet noch nach der Befruchtung die zwei Synergiden intakt.

Dieses letztere Verhalten des Pollenschlauches bei *Nigella Damascena* gilt für *Tragopogon orientalis* als Regel. Ja er dringt hier zwischen der Eizelle und dem Epithel noch weiter vor bis knapp unterhalb des sekundären Embryosackkernes und entläßt erst zwischen dem oberen Pole der Eizelle und dem sekundären Embryosackkern die beiden Spermakerne. Fig. 3 zeigt ein solches Stadium unmittelbar nach dem Öffnen des Pollenschlauches. Die beiden Spermakerne liegen hier sich kreuzend unmittelbar oberhalb der Eizelle in derselben Lage noch wie in Fig. 2, nur haben sie sich in die Länge gestreckt. Man sieht die eine Synergide und im unteren Teile ein Stück des Pollenschlauches. Fig. 5 zeigt den ganzen Verlauf des Pollenschlauches innerhalb des Embryosackes. Die Eizelle zeigt in ihrer Peripherie eine Durchbrechung, durch welche wahrscheinlich der Spermakern zum Eikern gelangte.

Die Gestalt der Spermakerne ist wurmförmig, ohne schraubig gewunden zu sein. Im Vergleiche zu den von Nawaschin (20) bei *Helianthus annuus* gefundenen sind sie hier etwas kürzer und weniger gewunden, dagegen länger, aber auch dünner als bei *Rudbeckia*. Nawaschin gibt für die Spermakerne dieser beiden Arten eine lockere, poröse Struktur an, was hier nicht so genau beobachtet werden konnte. Sicher aber ist ein Unterschied in der Dicke und Länge zwischen dem Spermakern, welcher mit der Eizelle kopuliert, und dem, der mit dem sekundären Embryosackkerne sich vereinigt, wie ihn Möbius (17) voraussetzt, nicht vorhanden. Die Spermakerne legen sich der eine an den Eikern, der andere an den sekundären Embryosackkern dicht an und werden gleichsam nach und nach

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



verschluckt, ohne dabei ihre wurmförmige Gestalt zu verlieren. Bei *Aster* nehmen die Spermakerne nach den Angaben von M. Oppermann (21) in der Zeit der Vereinigung mit dem Ei und dem Endospermnucleus die Gestalt eines gewöhnlichen Nucleus an.

Der Verlauf des Pollenschlauches bis oberhalb der Oosphäre und die Entleerung desselben zwischen Eizelle und sekundärem Embryosackkern beweist, wie ich glaube, die Richtigkeit der Ansicht Straßburger's (30), daß die Spermakerne trotz ihrer wurmförmig gewundenen Gestalt nicht selbstständig beweglich sind, sondern daß sie passiv, hier also durch den Pollenschlauch selbst, bis zu ihrem Bestimmungsorte gebracht werden.

In der Regel trifft der Spermakern bereits den vereinigten sekundären Embryosackkern an. Doch kann es auch vorkommen, daß sich der Spermakern noch vor der Verschmelzung der beiden Polkerne mit einem von diesen vereinigt. Fig. 5 zeigt einen solchen Fall. M. Oppermann (21) erwähnt denselben Fall bei *Aster*. Shibata (27) zeigt bei *Monotropa uniflora*, daß die Pollenschläuche bei Blüten, bei welchen die Bestäubung bei einer höheren Zimmertemperatur vorgenommen wurde, viel rascher durch den Griffel in den Embryosack gelangen, und daß hier die beiden Polkerne noch völlig isoliert oder eben im Begriffe sind, sich zu vereinigen, während sich sonst der Spermakern stets mit dem aus der Vereinigung der beiden Polkerne hervorgegangenen sekundären Embryosackkerne zu vereinigen pflegt.

Nach der Befruchtung beginnt sich der sekundäre Embryosackkern sofort zur Teilung anzuschicken. Das Plasma um den Kern nimmt eine strahlige Anordnung an. Fig. 6*a* und *b* stellt ein Endstadium der Prophase vor. Die befruchtete Eizelle hat indessen an Umfang zugenommen, wobei sich ihre Membran etwas verdickt, der Eikern selbst bleibt noch einige Zeit ungeteilt und zeigt eine schaumige Struktur. Bei Fig. 6*a* sieht man im unteren Teile noch ein Stück vom Pollenschlauche. Die beiden Figuren sind von zwei aufeinanderfolgenden Schnitten einer Serie. Weitere Teilungsstadien der Kerne konnte ich nicht wahrnehmen. In rascher Aufeinander-

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



folge werden nun Endospermkerne gebildet, welche sich mit Plasma umgeben und ein weitmaschiges Endosperm bilden. Die ersten Endospermzellen werden in der Umgebung der Eizelle gebildet, indem die ersten Teilkerne des Endospermkernes gegen die Eizelle zu liegen kommen. Land gibt ein ähnliches Verhalten der ersten Teilkerne für *Erigeron* an, wo diese den infolge des Verschwindens der Synergiden frei gewordenen Platz einnehmen. Fig. 7 zeigt ein Stadium mit acht gebildeten Endospermkernen, von denen sechs im unteren Teile des Embryosackes, also in der Nähe der Eizelle liegen, während nur zwei in der oberen Hälfte zu finden sind. Von diesen geht auch ein breiter Plasmastreifen gegen den unteren Teil des Embryosackes. Die vier Zeichnungen der Fig. 7 sind von vier aufeinanderfolgenden Schnitten einer Serie und zeigen die jedesmal angeschnittene Eizelle und die Verteilung der Endospermkerne. Der Eikern ist noch ungeteilt. Ich fand Stadien mit 16 und selbst mit 32 Endospermkernen, in denen der Eikern noch immer ungeteilt war. Murbeck (19) gibt für *Taraxacum* an, daß zwischen den Endospermkernen Zellulosewände gebildet werden, was für *Tragopogon* sowohl bei Behandlung mit Chlorzinkjod wie auch mit Jodlösung und darauffolgender Schwefelsäure nicht nachgewiesen werden konnte.

Erst wenn der ganze Embryosack mit Endosperm erfüllt ist, teilt sich der Eikern durch eine transversale Wand, um Keimzelle und Suspensor zu bilden. Nachdem in der oberen Hälfte abermals eine transversale Wand aufgetreten ist (Fig. 8), werden dann meridiane Wände gebildet (Fig. 9). In den weiteren Zellen verlaufen die Membranen keineswegs regelmäßig, vielmehr kann man schon in frühen Stadien, wie Fig. 9 zeigt, Andeutungen von dem unregelmäßigen Verlaufe der Zellwände wahrnehmen. Schon in diesem Stadium streckt sich der Suspensor in die Länge und drückt gleichsam den kugeligen Embryo in das Endosperm des mittleren Keimsackes. Die Zellbildung erfolgt in der Keimzelle sehr rasch im Gegensatz zu der Zellbildung im Suspensor, wo diese in basipetaler Reihenfolge vor sich geht. Der Keimsack erweitert sich immer mehr und mehr und nimmt dabei bedeutend an Länge zu.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Dabei flachen sich die Epithelzellen im unteren Teile etwas ab, während sie in der Antipodalregion noch ihr ursprüngliches Verhalten zeigen. Fig. 10 *a* zeigt den unteren Teil des Embryosackes mit dem Embryo, *b* die Antipodalregion. Die Antipoden haben hier an Größe etwas zugenommen und die oberste ragt aus dem Epithel hervor. In ihrer Umgebung sieht man Plasmamassen mit zum Teil desorganisierten Zellkernen. Diese Plasmamassen, die samt den Kernen vom Nucellus herstammen, dessen Auflösung bereits stark vorgeschritten ist, zeigen immer eine gegen die Antipoden gerichtete Anordnung, was für deren ernährende Tätigkeit spricht. Die weitere Ausbildung des Embryos geht in der von Schwere (26) für *Taraxacum officinale* Web. angegebenen Weise vor sich.

### Verlauf des Pollenschlauches.

Der Pollenschlauch legt den ganzen Weg von der Narbe bis zum Eindringen in den Embryosack im Gewebe zurück mit Ausnahme der kleinen Strecke der Mikropyle. Dabei hält er sich immer in der Nähe des Gefäßbündels. Fig. 14 zeigt den Verlauf des Gefäßbündels und neben diesem den des Pollenschlauches. Die Fruchtknotenwand, welche unterhalb des Griffels noch ein Stück solid ist, schließt dann einen ziemlich großen Luftraum ein, in welchem der vom Integument umschlossene Nucellus hineinragt. Das aus dem Stiel kommende Gefäßbündel gabelt sich etwas unterhalb der Ansatzstelle des Funiculus und je ein Ast desselben durchzieht rechts und links die Fruchtknotenwand, während ein Ast weiter in den Funiculus wächst. Im Griffel selbst verlaufen die beiden aus der Fruchtknotenwand kommenden Gefäßbündel nebeneinander. Ein eigener Griffelkanal ist nicht vorhanden. Der Pollenschlauch bahnt sich seinen Weg mechanisch durch das Gewebe, weshalb dasselbe auch unverändert bleibt.

Fig. 11 zeigt einen Teil der Fruchtknotenwand mit dem Pollenschlauche. Zu beiden Seiten des Gefäßes sind langgestreckte parenchymatische Zellen, die als Leitungsgewebe für den Pollenschlauch fungieren. Dieser nimmt immer seinen Weg zwischen Gefäß und Fruchtknotenwand, niemals auf der anderen Seite des Gefäßes. Die Zellen sind hier auch in der Nähe des

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



Gefäßbündels etwas mehr langgestreckt und etwas englumiger als die an die Fruchtknotenwand angrenzenden Zellen. Der Pollenschlauch ändert während seines ganzen Verlaufes nur wenig seine Richtung, sondern dringt mehr oder weniger gerade vor. Er zeigt eine feine Membran und einen feinkörnigen Inhalt, der sich leicht tingiert. Sehr oft findet man hier mehrere Pollenschläuche, und zwar sowohl im rechten und linken Teile der Wand als auch in einem dieser Teile nebeneinander. Immer ist der Verlauf des Pollenschlauches parallel zum Gefäßbündel. In dieser Weise wächst er bis zu der Stelle, wo sich das aus dem Stiel kommende Gefäßbündel gabelt, um hier einen spitzen Winkel zu bilden (Fig. 12). Von hier dringt er längs jenes Astes des geteilten Gefäßbündels vor, welcher in den Funiculus wächst. Auch hier sind neben dem Gefäße langgestreckte, englumige Zellen als Leitungsgewebe. Nachdem so der Pollenschlauch fast die ganze Länge des Funiculus durchlaufen, verläßt er dort, wo der Funiculus am stärksten gebogen ist, also unmittelbar unterhalb der Mikropyle, das Gewebe und dringt in diese ein. Fig. 13 zeigt den Verlauf des Pollenschlauches innerhalb der Mikropyle. Dieser hat sich hier mächtig erweitert und man sieht, wie er die Zellen des Integuments zur Seite drückt. Erst unmittelbar vor dem Eintritt in den Embryosack, an der Stelle, wo das Epithel beginnt, nimmt er seine gewöhnliche Stärke an, um im Embryosacke selbst an Dicke wieder zuzunehmen. Sein weiteres Vordringen wurde beim Befruchtungsvorgange geschildert.

## Zusammenfassung.

Bei *Tragopogon orientalis* konnte die doppelte Befruchtung konstatiert werden.

Der Pollenschlauch dringt hier geschlossen bis knapp unterhalb des sekundären Embryosackkernes vor, um erst hier die beiden männlichen Kerne zu entlassen.

Die Spermakerne zeigen eine wurmförmige Gestalt, ohne schraubig gewunden zu sein.

Der Pollenschlauch verläuft von der Narbe bis zum Eintritt in die Mikropyle längs des Gefäßbündels innerhalb des Gewebes.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



## Literaturverzeichnis.

1. Albanese M., Ein neuer Fall von Endotropismus des Pollenschlauches und abnormaler Embryosackentwicklung bei *Sibbaldia procumbens*. Diese Sitzungsberichte, Bd. CXIII, Abt. I, 24.
2. Billings Fried., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. »Flora« (1901), 296.
3. Chamberlain J., The embryo-sac of *Aster Novae Angliae*. The bot. Gaz., Vol. XX (1895), 205.
4. Coulter J. M. and Chamberlain C. J., Morphology of Angiosperms. 1903.
5. Dalmer M., Über die Leitung des Pollenschlauches bei den Angiospermen. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss., Bd. 14 (1880), 530.
6. Guérin P., Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les Phanérogames. 1904.
7. Guignard L., La double fécondation chez les Rénonculacées. Journ. de Bot., XV (1901), 394.
8. — Recherches sur les développement de la grain en particulier du tégument seminal composées. Journ. de Bot. (1893), 282.
9. — Recherches sur le sac embryonnaire des Phanerogames. Angiospermes. Ann. Soc. Nat. Bot., VI (1882), 136.
10. Goldflus Mathilde, Sur la structure et les fonctions de l'assise epithéliale et des antipodes chez les Composées. Journ. de Bot., XII, 374 bis 384; XIII, 9 u. f.
11. Hegelmaier F., Über den Keimsack einiger Compositen und dessen Umhüllung. Bot. Ztg., 1889.
12. Hofmeister W., Neuere Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. für wiss. Bot. (1858), 82.
13. Juel O. H., Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*.
14. Land W. J. G., Double fertilization in Composites. Bot. Gaz., XXX, 252.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



15. Lötscher P. K., Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. »Flora«, Bd. 94, H. 2 (1905), 213.
16. Merrel W. D., A contribution to the life history of Silphium. Bot. Gaz., XXIX (1900), 99.
17. Möbius, Die neuesten Untersuchungen über den Befruchtungsprozeß bei Blütenpflanzen. Biol. Zentralbl., 1899.
18. Mottier D. M., On the embryo-sac and embryo of *Senecio aureus* L. The bot. Gaz., Vol. XVIII (1893).
19. Murbeck Sv., Parthenogenese bei der Gattung *Taraxacum* und *Hieracium*. Botaniska Notiser (1904), 285.
20. Nawaschin S., Über die Befruchtungsvorgänge bei einigen Blütenpflanzen. Ber. der Deutsch. bot. Ges. (1900), 224.
21. Oppermann M., A contribution to the life history of *Aster*. Bot. Gaz., XXXVIII, 353.
22. Ostenfeld C. H., Zur Kenntnis der Apogamie der Gattung *Hieracium*. Ber. der Deutsch. bot. Ges., XXII, 376.
23. Overton J. B., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotyledonen. Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XLII.
24. Portheim L., v., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Achene und des Embryos der Compositen. *Senecio vulgaris*. Sitzber. des Deutsch. naturw. Ver. »Lotos«, Böhmen, 1901.
25. Raunkiaer C., Kimmdanelse uden Befrugtning hos Malkebötte *(Taraxacum)*. Botanisk. Tidskrift, Bd. XXV, 109.
26. Schwere Siegf., Zur Entwicklung der Frucht von *Taraxacum officinalis* Web. Ein Beitrag zur Embryologie der Compositen. »Flora«, Bd. 82 (1896).
27. Shibata R., Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora*. »Flora« (1902), 61.
28. Straßburger, Befruchtung und Zellteilung. Jena 1878.
29. — Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. 1884.
30. — Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen. Bot. Ztg., 58 (1900), 304.

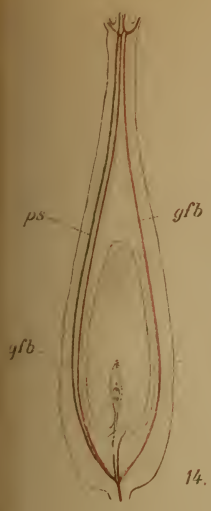
Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



31. Straßburger, Die Angiospermen und Gymnospermen. 1879.
32. — Botanisches Praktikum. 1902.
33. Westermaier M., Zur Embryobildung der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Verhandlg. der Leop. Carol. Akad. der Naturforscher, Bd. 57 (1890), 1 bis 30.

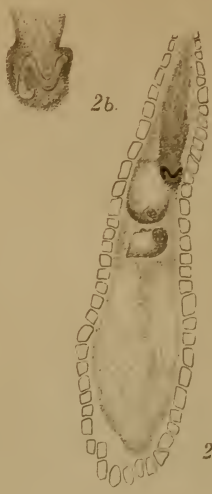
Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at





14.

3.



2a.

1.

4.

9.

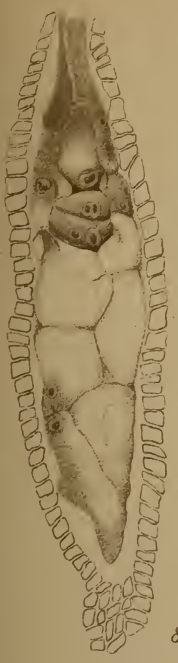
5.

10b.

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Digitised by the Harvard University, Download from The BHL http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at



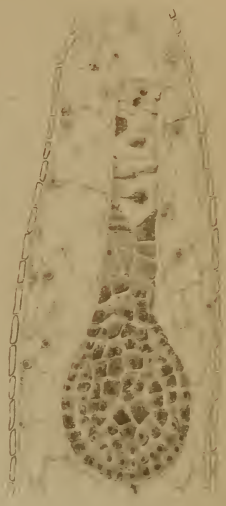


8.

7a.

7b.

7c.



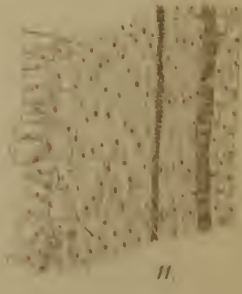
10a.

7d

10b

13.

12.



11.